ISSN 0523 - 7904

B O C A G I A N A

Museu Municipal do Funchal

Madeira 20.XI.1987 No. 112

LES PARAMÈTRES CONTRÔLANT LA RÉUSSITE DE L'INCUBATION CHEZ LE PUFFIN CENDRÉ CALONECTRIS DIOMEDEA BOREALIS DE L'ÎLE SELVAGEM GRANDE (30°09'N, 15°52'W)

par J.-L. MOUGIN *, Chr. JOUANIN * et F. ROUX *

Avec 2 figures et 2 tableaux

RÉSUMÉ. La réussite de l'incubation du Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande est conditionnée par quelques paramètres concernant les individus (expérience de la reproduction mais non pas âge des reproducteurs), les couples (ancienneté de l'appariement avec le même partenaire) et les nids (ancienneté de l'installation sur le même nid, topographie du nid). Les années sabbatiques ne semblent pas intervenir directement pas plus que la disponibilité des ressources alimentaires, au cours de notre étude tout au moins.

SUMMARY. The incubation success of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* of the island of Selvagem Grande is affected by some parameters concerning individual birds (breeding experience but not age of the breeders), pairs (length of pairing with the same partner) and nests (length of installation on the same nest site, nest topography). The sabbatical years seem to have no direct influence, no more than the availability of food resources, at least during the period of our study.

* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55 rue de Buffon, 75005 Paris, France.

SUMÁRIO. O sucesso de incubação da Cagarra *Calonectris diomedea borealis* da Selvagem Grande depende de alguns parâmetros dos indivíduos (experiência na reprodução mas não idade dos reprodutores), os pares (tempo de acasalamento com o mesmo parceiro) e os ninhos (tempo de utilização do mesmo ninho, topografia do ninho). Os anos sabáticos parecem não ter uma influência directa maior do que a da disponibilidade de recursos alimentares, pelo menos durante o decurso do nosso estudo.

L'étude de quelques rares espèces d'oiseaux de mer appartenant à différentes familles (Burton 1968, Carrick 1972, Coulson 1966, 1972, Coulson et Horobin 1976, Davis 1976, Leresche et Sladen 1970, Mills 1973, Ollason et Dunnet 1978, 1986, Thomas 1983) a mis en évidence l'influence prépondérante d'un petit nombre de paramètres dans la réussite de la reproduction. Profitant de nos séjours sur l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W) nous avons cherché à mesurer leur importance chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis.* Les résultats de cette étude sont présentés dans les pages qui suivent.

Rappelons ici (Mougin, Jouanin et Roux 1987a) que la population des îles Selvagens, qui comptait plusieurs centaines de milliers d'individus au XIXème siècle et dans la première moitié du XXème siècle, a été réduite à quelques milliers de reproducteurs à la fin des années soixante-dix à la suite de prélèvements très excessifs. Actuellement, elle s'accroît régulièrement, en partie en raison d'une bonne réussite de la reproduction.

De 1968 à 1971, près de 12.000 poussins en fin de croissance ont été bagués (Jouanin, Roux et Zino 1977) ; les survivants sont actuellement des reproducteurs d'âge connu. Depuis 1978, 4 colonies sont suivies chaque année. Tous les nids y sont marqués — environ 500 actuellement — tous les adultes bagués ou contrôlés et la réussite — ou l'échec — de leur reproduction notée. L'étude ayant commencé en 1978, nous admettons que tous les oiseaux observés pour la première fois comme reproducteurs depuis 1981 sont réellement des nouveaux reproducteurs (Mougin, Jouanin et Roux 1987b). Par ailleurs, chaque année depuis 1977, un certain nombre de poussins en fin de croissance sont marqués, dont les survivants ont commencé à nicher en 1982.

Les dates de nos séjours sur l'île, en juin et au début de juillet, dans les dernières semaines de l'incubation, ne nous ont guère permis de nous intéresser aux décès des poussins. D'ailleurs, la réussite de leur élevage est probablement moins fonction des qualités propres des adultes que de phénomènes extérieurs, comme par exemple l'abondance de l'alimentation dans les eaux proches des colonies. Elle est donc moins révélatrice et, en tout état de cause, les reproducteurs médiocres ont déjà probablement été éliminés au cours de l'incubation, ce qui diminue d'autant l'intérêt d'une telle étude. Aussi nous ne traiterons que des paramètres conditionnant la réussite de l'incubation, tout en ne méconnaissant pas, comme Ollason et Dunnet (1978) l'ont montré chez le Fulmar atlantique *Fulmarus*

glacialis, que l'étude de l'élevage peut fournir des données que celle de l'incubation n'avait pas permis de soupçonner.

Notons enfin que nous n'avons retenu dans notre étude que les cas de mortalité bien documentés, laissant de côté ceux pour lesquels les renseignements étaient trop insuffisants.

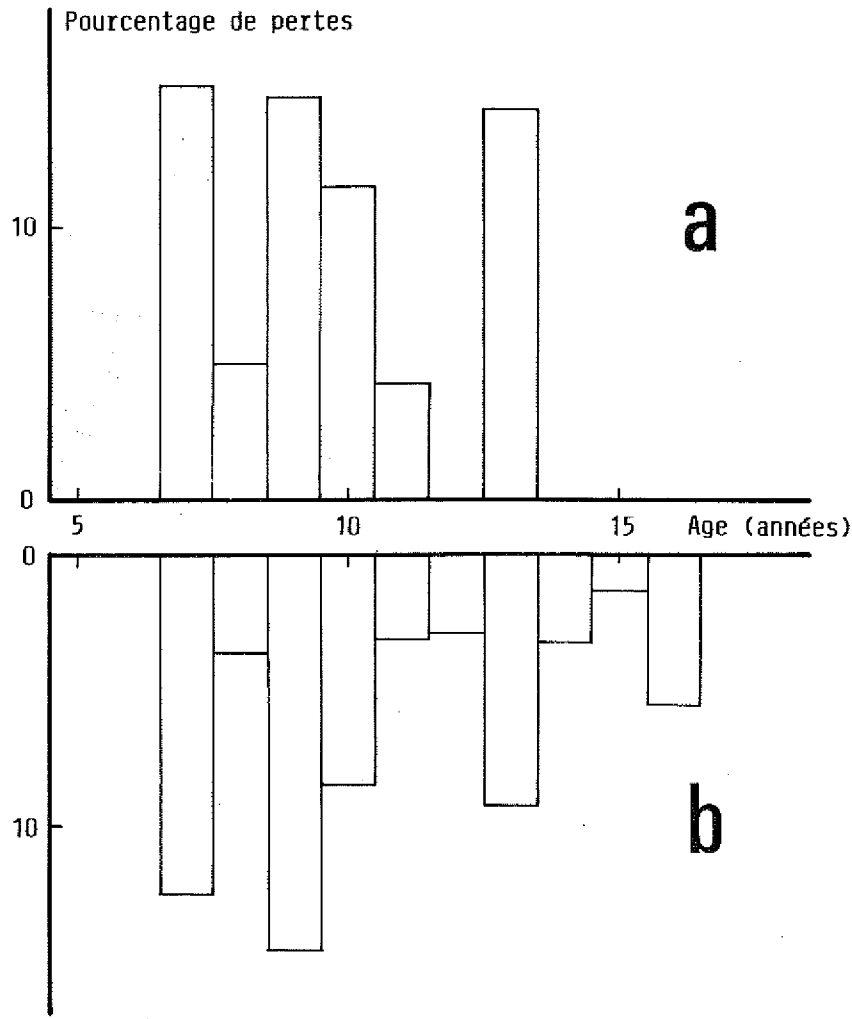

Fig. 1. — L'importance des pertes d'oeufs pendant l'incubation en fonction de l'âge des reproducteurs. a : première reproduction (5 à 13 ans) ; b : effectif total des reproducteurs d'âge connu (5 à 18 ans).

I — PARAMÈTRES CONCERNANT LES INDIVIDUS

A — AGE DE LA PREMIÈRE REPRODUCTION

Nous avons montré par ailleurs (Mougin, Jouanin, Despin et Roux 1986) que, chez le Puffin cendré de l'île Selvagem Grande, l'âge d'établissement de la reproduction variait considérablement d'un individu à l'autre. Les oiseaux bagués entre 1967 et 1971 nous ent fourni des valeurs extrêmes de 7 et 13 ans. Ceux bagués depuis 1977 ont commencé à nicher à l'âge de 5 ans, mais l'âge maximum de leur première reproduction n'est pas encore connu.

Dans ces conditions, on peut se demander si la réussite de la première reproduction ne serait pas liée à l'âge auquel les oiseaux l'entreprennent. En fait, il n'en est rien comme nous l'a montré l'étude de 138 nouveaux reproducteurs d'âges connus ($\chi^2=5{,}42$, $\nu=8$, NS) (Fig. 1).

B — AGE DES REPRODUCTEURS

L'étude de 163 oiseaux bagués comme poussins sur l'île Selvagem Grande et contrôlés comme reproducteurs à des âges compris entre 5 et 18 ans nous montre que, dans ces limites, il n'existe pas de corrélation significative entre l'âge des reproducteurs et la réussite de leur incubation ($r=-0{,}255$, $n=14$, NS). Dans la même fourchette d'âges, le pourcentage de reproducteurs inefficaces dans la population totale de reproducteurs montre une répartition aléatoire en fonction de l'âge des oiseaux ($\chi^2=19{,}9$, $\nu=13$, NS) (Fig. 1).

C — EXPÉRIENCE INDIVIDUELLE

Le tableau I nous montre que, pour leurs cinq premières années de reproduction — les seules qu'il nous soit possible d'étudier à présent — il existe chez les jeunes oiseaux une corrélation inverse très significative

Années de reproduction	Proportion de reproducteurs inefficaces dans la population totale des reproducteurs	
1	72/709	(10,2 %)
2	39/396	(9,8 %)
3	22/331	(6,6 %)
4	8/256	(3,1 %)
5	4/181	(2,2 %)

Tabl. I. — L'importance des pertes d'oeufs pendant l'incubation en fonction de l'expérience individuelle des reproducteurs.

($r=-0{,}972$, $n=5$, $P<0{,}01$) entre l'expérience individuelle et l'échec de l'incubation. Autre manière d'exprimer le même résultat, le test du χ^2 nous montre une décroissance très significative ($\chi^2=25{,}0$, $\nu=4$, $P<0{,}01$) de l'importance de la perte des oeufs au cours des 5 premières années de reproduction.

II — PARAMÈTRES CONCERNANT LES COUPLES

A — EXPÉRIENCE DU COUPLE

Le tableau II nous montre que la réussite de l'incubation des anciens partenaires, c'est-à-dire des oiseaux qui nichent ensemble au moins pour la deuxième fois, est très significativement supérieure ($\chi^2=55{,}3$, $\nu=1$, $P<0{,}01$) à celle des nouveaux partenaires, quelle qu'ait étée leur expérience antérieure de la reproduction — la réussite des nouveaux partenaires expérimentés, c'est-à-dire des conjoints qui en possèdent une acquise indépendemment l'un de l'autre, est en effet supérieure, quoique

	Proportion de reproducteurs inefficaces dans la population totale des reproducteurs	
Anciens partenaires	29/1202	(2,4 %)
Nouveaux partenaires	76/737	(10,3 %)
- expérimentés	56/602	(9,3 %)
- inexpérimentés	20/135	(14,8 %)

Tabl. II. — L'importance des pertes d'oeufs pendant l'incubation en fonction de l'expérience des couples.

de façon non significative ($\chi^2=3{,}6$, $\nu=1$, NS) à celle des nouveaux partenaires inexpérimentés. Plus précisément, à expérience individuelle de la reproduction égale, les anciens partenaires ont une réussite supérieure à celle des nouveaux partenaires expérimentés ($\chi^2=43{,}9$, $\nu=1$, $P<0{,}01$).

B — FIDÉLITÉ AU PARTENAIRE

Le groupe des anciens partenaires comprenant des oiseaux dont la durée d'appariement est variable, nous avons cherché à savoir si ce paramètre jouait un rôle dans la réussite de l'incubation.

En fait, la répartition de la mortalité entre la deuxième et la septième année d'appariement avec le même conjoint — nous ne possédons pas de données pour des durées plus importantes — quoique non significativement différente d'une répartition aléatoire ($\chi^2=9{,}21$, $\nu=5$, NS), montre cependant une légère décroissance avec l'augmentation de l'ancienneté

des liens conjugaux. Autrement dit, la réussite de l'incubation s'élève d'emblée à un très haut niveau dès la seconde année de cohabitation, mais elle est probablement susceptible encore d'une légère amélioration par la suite.

III — PARAMÈTRES CONCERNANT LES NIDS

A — FIDÉLITÉ AU NID

Nous avons montré par ailleurs (Mougin, Despin, Jouanin et Roux sous presse) que 79% des reproducteurs inefficaces étaient installés dans le même nid que l'année précédente, une valeur très significativement différente ($\chi^2=9,3$, $\nu=1$, $P<0,01$) de celle — 91% — que nous fournit l'ensemble de la population. Il semblerait donc que le changement de nid soit un facteur de mortalité accrue lors de l'incubation de l'oeuf. Nous y reviendrons.

B — "INAUGURATION" D'UN NID

43 des 195 oeufs (22,1%) pondus sur des nids utilisés pour la première fois au cours de nos années d'étude disparaissaient en cours d'incubation contre 209 des 2321 oeufs (9,0%) pondus sur des nids couramment utilisés. La mortalité des oeufs est donc anormalement élevée dans les nouveaux nids ($\chi^2=34,1$, $\nu=1$, $P<0,01$).

Cela n'est pas pour surprendre dans la mesure ou ces nouveaux nids sont utilisés à 61,9% (n=331) par des nouveaux reproducteurs et à 87,4% par des nouveaux couples (n=159). Les oiseaux qui s'y installent sont donc pour 12,6% des anciens partenaires, pour 25,5% des nouveaux partenaires expérimentés et pour 61,9% des nouveaux partenaires inexpérimentés, une proportion très différente de celle qui nous est fournie par l'ensemble de la population — respectivement 62,0, 31,0 et 7,0% — et ne contribuant certainement pas à favoriser la réussite de l'incubation.

Ceci étant, le tableau II nous permet de calculer pour une telle population une mortalité théorique des oeufs de 11,8%, très significativement plus faible ($\chi^2=7,3$, $\nu=1$, $P<0,01$) que celle que nous avons observée. Autrement dit, il semble que l'inexpérience des oiseaux ne saurait à elle seule expliquer une perte aussi considérable. Par la suite, même si la réussite de l'incubation s'améliore de façon très significative ($\chi^2=19,7$, $\nu=1$, $P<0,01$), elle n'en reste pas moins, semble-t-il, toujours très inférieure à celle qui est notée sur des nids d'utilisation ancienne ($\chi^2=30,5$, $\nu=1$, $P<0,01$).

C — NIDS ÉPIGÉS ET NIDS HYPOGÉS

Sur l'île Selvagem Grande, les nids des Puffins cendrés présentent une grande diversité d'aspects, étant aussi bien établis complètement à découvert que installés au fond de terriers profonds. Nous avons montré

par ailleurs (Mougin, Jouanin et Roux 1987a) que la réussite de l'incubation était significativement plus élevée dans les colonies à nids hypogés que dans celles ou tous les oiseaux nichent plus ou moins à découvert ($\chi^2=65,5$, $\nu=1$, $P<0,01$).

IV — AUTRES PARAMÈTRES

A — DISPONIBILITÉ DES ALIMENTS AU COURS DE L'INCUBATION

Dans les colonies de Puffins cendrés de l'île Selvagem Grande, on note, d'une année à l'autre, d'assez importantes différences dans la durée moyenne des périodes d'incubation — au cours de notre étude, elles variaient entre un minimum de 7,4 jours en 1982 et un maximum de 9,7 jours en 1980 — différences qui semblent être liées à des variations de la disponibilité et de l'accessibilité des ressources alimentaires. Dans ces conditions, on peut se demander si les facteurs alimentaires ne conditionnent pas également de quelque façon la réussite de l'incubation.

En fait, il semble qu'il n'en soit rien. Si, entre 1980 et 1986, l'importance des pertes d'oeufs a varié de façon très significative d'une année à l'autre ($\chi^2=32,14$, $\nu=6$, $P<0,01$), cette variation n'était aucunement liée à celle des ressources alimentaires mesurée par la variation de la durée des périodes d'incubation ($r=+0,40$, $n=7$, NS) (Fig. 2).

B — ANNÉES SABBATIQUES

Nous avons vu par ailleurs (Mougin, Jouanin et Roux 1987b) que la mortalité au nid est particulièrement élevée dans l'année qui précède les absences sabbatiques. Il n'en va pas de même dans l'année qui les suit et, dans aucune de nos catégories d'oiseaux — anciens partenaires ($\chi^2=0,01$, $\nu=1$, NS), nouveaux partenaires expérimentés ($\chi^2=2,51$, $\nu=1$, NS) ou nouveaux partenaires inexpérimentés ($\chi^2=2,87$, $\nu=1$, NS) — nous n'avons pu noter de différences significatives entre les oiseaux sabbatiques et la population dans son ensemble. Autrement dit, les années sabbatiques ne semblent pas constituer un facteur particulier de mortalité des oeufs.

V — DISCUSSION

Si l'accroissement de l'expérience individuelle joue un rôle positif dans la réussite de l'incubation du Puffin cendré de l'île Selvagem Grande — au moins jusqu'à la cinquième année de reproduction et peut-être aussi par la suite — il n'en va pas de même pour l'âge, ce qui n'est qu'un paradoxe apparent. La reproduction s'établit très lentement chez nos oiseaux et, au même âge, deux reproducteurs peuvent avoir des durées d'expérience, et donc des taux de réussite, fondamentalement différents.

L'expérience individuelle des oiseaux conditionne donc très largement la réussite de l'incubation, mais l'expérience commune des partenai-

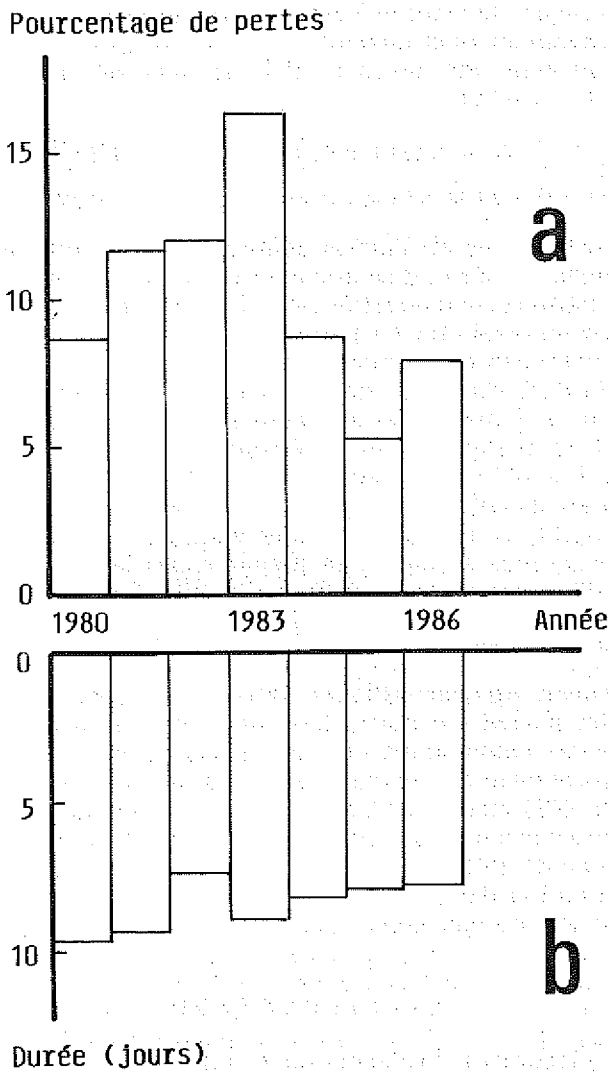

Fig. 2. — L'importance des pertes d'oeufs pendant l'incubation (a) et la durée moyenne des périodes d'incubation (b) de 1980 à 1986.

res ajoute encore à cette réussite. Assez paradoxalement toutefois, le renouvellement, chaque année, de l'appariement ne permet pas une amélioration continue des performances. La réussite de l'incubation s'élève d'emblée à un très haut niveau dès la seconde année de cohabitation. Elle est

probablement encore susceptible d'une légère amélioration par la suite. Mais l'essentiel semble être fait dès la seconde année.

Les changements de nid, nous l'avons vu, semblent provoquer une augmentation des pertes au cours de l'incubation. En fait, ils sont dans plus de 85% des cas accompagnés d'un changement de partenaire et il est bien difficile de faire la part des deux.

Ceci étant dit, certains nids sont manifestement moins favorables que d'autres pour la reproduction. Les emplacements utilisés pour la première fois au cours de notre étude avaient été négligés antérieurement pendant des années par les reproducteurs, aussi longtemps que cela était possible à une population en accroissement rapide. On peut donc penser qu'ils ne sont pas satisfaisants, même si cela n'est pas toujours apparent pour l'observateur — mais ce l'est parfois parfaitement. Allons plus loin : à l'époque où la population de l'île était beaucoup plus importante qu'elle ne l'est de nos jours, les oiseaux devaient utiliser un bon nombre de nids inadéquats, et la mortalité pouvait en être assez considérablement accrue (1).

En revanche, d'autres nids sont particulièrement favorables à l'incubation. Les nids hypogés, par exemple, donnent de meilleurs résultats que les nids installés plus ou moins à découvert. Les tendances à l'abandon des couveurs, qui sont partout les mêmes, doivent être contrariées de quelque manière dans les premiers. Les couveurs médiocres, moins exposés aux dérangements extérieurs et plus lents à s'amaigrir au cours de leurs très longues périodes d'incubation, peuvent avoir moins tendance à abandonner un nid s'il est situé à l'extrémité d'une longue galerie plutôt qu'à découvert. D'autre part, l'oeuf abandonné dans un nid hypogé étant invisible aux Goélands argentés *Larus argentatus* — qui font disparaître rapidement les oeufs abandonnés sur des nids épigés — le couveur envolé peut reprendre l'incubation après un certain temps d'absence ou son conjoint le faire à sa place au retour de son voyage alimentaire. Les nids hypogés contribuent ainsi à la réussite de l'incubation en permettant aux couveurs médiocres un "repentir" que les nids épigés lui interdisent en raison de la présence des goélands.

Pour les 7 années étudiées, nous n'avons pas mis en évidence de relation entre la réussite de l'incubation et les ressources alimentaires, ces dernières ayant toujours été suffisamment abondantes pour ne pas entraî-

---

(1) La population actuelle de l'île ne représentant qu'un huitième environ de la population d'origine (Mougin, Jouanin et Roux 1987a), il ne faudrait pas croire que les sept huitièmes disparus nichaient dans des nids inadéquats subissant une forte mortalité. Il se trouve que, fortuitement, nos colonies d'étude ont déjà pratiquement fait leur plein de reproducteurs et que les derniers arrivés s'installent un peu n'importe où. Ce n'est pas le cas partout sur l'île, où de nombreux nids apparemment favorables sont encore disponibles. Sur ce point, nos colonies d'étude anticipent l'évolution générale de l'île.

ner une augmentation exagérée des pertes. On peut toutefois imaginer qu'il n'en va pas toujours ainsi. Même dans les régions connues pour leur richesse alimentaire, des pénuries passagères peuvent causer des pertes anormales (Mougin 1985), et les eaux macaronésiennes ne passent pas pour être particulièrement productives. En sens inverse, les effectifs des Puffins cendrés étant très appauvris, il est possible que des surplus soient en tous temps disponibles.

Enfin, aucune influence directe des années sabbatiques sur la réussite de l'incubation n'est apparente. Toutefois, étant liées à de fréquents changements de partenaires, qui augmentent les pertes, les années sabbatiques jouent un rôle indirect évident.

Les résultats de notre étude ne montrent pas de bien grandes différences avec ceux obtenus chez d'autres espèces d'oiseaux de mer (Burton 1968, Carrick 1972, Coulson 1966, 1972, Coulson et Horobin 1976, Davis 1976, Lerescne et Sladen 1970, Mills 1973, Ollason et Dunnet 1978, 1986, Thomas 1983). Chez le Puffin cendré comme partout ailleurs, la réussite de la reproduction est largement conditionnée par la durée, qu'elle agisse sur les individus (expérience et parfois âge), les couples (durée de l'appariement) ou les nids (durée de l'installation sur le même nid). Les mauvais résultats sont, dans la plupart des cas, le fait d'oiseaux trop peu anciens dans leur reproduction, leur appariement avec un même partenaire ou éventuellement leur séjour sur un même nid.

RÉFÉRENCES

Burton, R. W.:

1968. Breeding biology of the Brown Skua, *Catharacta skua lönnbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Antarct. Surv. Bull.*, 15:9-28.

Carrick, R.:

1972. Population ecology of the Australian Black-backed Magpie, Royal Penguin and Silver Gull. *Population Ecology of Migratory Birds*, U. S. Depart. Int., Wildl. Res. Rep., 2:41-99.

Coulson, J. C.:

1966. The influence of pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.*, 35:269-279.

1972. The significance of the pair-bond in the Kittiwake. *Proc. XV Int. Orn. Congress* : 424-433.

Coulson, J. C., et Horobin, J.:

1976. The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern *Sterna paradisaea*. *J. Zool. London*, 178:247-260.

Davis, J. W. F.:

1976. Breeding success and experience in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 45:531-536.

Jouanin, Chr., Roux, F., et Zino, A.:
1977. Sur les premiers résultats du baguage des Puffins cendrés aux îles Selvagens. *L'Oiseau et R.F.O.*, 47:351-358.

Leresche, R. E., et Sladen, W. J. L.:
1970. Establishment of pair and breeding site bonds by young known-age Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Anim. Behav.*, 8:517-526.

Mills, J. A.:
1973. The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull (*Larus novaehollandiae scopolinus*). *J. Anim. Ecol.*, 42:147-162.

Mougin, J.-L.:
1985. Pétrels, Pétrels-tempête et Pétrels-plongeurs de l'île de Croy, îles Nuageuses, archipel des Kerguelen (48°38'15"S, 68°38'30"E). *L'Oiseau et R.F.O.*, 55:313-349.

Mougin, J.-L., Despin, B., Jouanin, Chr., et Roux, F.:
sous presse. La fidélité au partenaire et au nid chez le Puffin cendré *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *Gerfaut.*

Mougin, J.-L., Jouanin, Chr., Despin, B., et Roux, F.:
1986. The age of first breeding of Cory's Shearwater on Selvagem Grande and problems of ring loss. *Ringing and Migration*, 7:130-134.

Mougin, J.-L., Jouanin, Chr., et Roux, F.:
1987a. Structure et dynamique de la population de Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). *L'Oiseau et R.F.O., 57* : 201-225.

1987b. Les années sabbatiques des Puffins cendrés *Calonectris diomedea borealis* de l'île Selvagem Grande (30°09'N, 15°52'W). Influence du sexe et de l'âge. *L'Oiseau et R.F.O., 57* : 368-381.

Ollason, J. C., et Dunnet, G. M.:
1978. Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. *J. Anim. Ecol.*, 47:961-976.

1986. Relative effects of parental performance and egg quality on breeding success of Fulmars *Fulmarus glacialis*. *Ibis*, 128:290-296.

Thomas, C. S.:
1983. The relationship between experience, egg volume and reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 125:567-574.

B O C A G I A N A

Museu Municipal do Funchal

Madeira 22.II.1963 No. 9

NOTES ON TWO MADEIRA PLANTS

By N. C. H. Krauss [1]

The composite plant «Abundância» (*Eupatorium adenophorum* Spreng.) has been known in Madeira for many years. On July 24, 1962 I collected a second species of *Eupatorium*, *E. riparium* Schultz-Bip., confirmed by the Royal Botanic Garden, Kew, England. This was growing in association with *E. adenophorum* in a damp area along a path near Monte. Both these species of *Eupatorium* are native to Mexico. I have seen *E. riparium* growing along a small stream in a ravine at the Desierto de los Leones, Distrito Federal, in the hills above Mexico City. Both species are pests in grazing land in Hawaii.

On November 7, 1960 I collected specimens of *Ulex minor* Roth (determined by Royal Botanic Garden, Kew) in the grassy hills above Ribeiro Frio. Since then I have seen it also at Encumeada and Santo da Serra. *Ulex europaeus* L. has been known in Madeira for a long time, but I have not seen any records of *U. minor*.

---

1) Entomologist, Hawaii State Department of Agriculture, Honolulu 14, Hawaii, U. S. A.